动 物 学 研 究 2003, Aug. 24 (4): 287~292 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

秀丽白虾卵母细胞不同发育阶段滤泡细胞的超微结构

姜叶琴[1]，姚健萍[1]，杨万喜[2]
(1. 湖州师范学院 生命科学学院，浙江 湖州 313000；2. 浙江大学 生命科学学院，浙江 杭州 310012)

摘要：用透射电镜技术观察了秀丽白虾（*Exopalaemon modestus*）不同发育阶段卵巢滤泡细胞的超微结构及其与卵母细胞的联系。随着卵母细胞的发育进程，滤泡细胞经历了发育和退化过程。在卵黄大量发生期，卵母细胞被多层滤泡细胞包绕，血窦伸入层间；滤泡细胞内含有丰富的内质网、高尔基体、线粒体、核糖体及原始卵黄颗粒。在卵子成熟期，滤泡细胞由内向外依次解体，血窦萎缩。这些形态变化支持滤泡细胞具有吸收血液营养、合成并向卵母细胞输送原始卵黄物质的功能的观点。与锯缘青蟹、长毛对虾和中华绒螯蟹的滤泡细胞的作用方式稍有不同。

关键词：秀丽白虾；滤泡细胞；超微结构
中图分类号：Q959.223 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2003)04-0287-06

Ultrastructure of Follicular Cells at Different Stages of Oocyte-Development in *Exopalaemon modestus*

JIANG Ye-qin[1], YAO Jian-ping[1], YANG Wan-xi[2]
(1. *College of Life Science, Huzhou Teachers College, Huzhou, Zhejiang* 313000, *China*;
2. *College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang* 310012, *China*)

Abstract: The ultrastructure of follicular cells in the *Exopalaemon modestus* ovary, and their connection with oocytes at the different developmental stages were observed with a transmission electron microscopy. Developed with the oocytes, follicular cells experienced a process from development to deterioration. At the stage of yolk mass-occurrences, oocytes were surrounded by several layers of follicular cells, and sinuses extended between the layers. Endoplasmic reticulum, Golgi bodies, mitochondria, ribosomes and pro-yolk granules were abundant in follicular cells. At the autumn of eggs, follicular cells started to retrogress sequentially from the inner layer to the outer layer, sinuses atrophied. These morphological changes are in keeping with the observation that follicular cells function in absorbing nutrients from blood, synthesizing and transferring pro-yolk substance to oocytes. The function is somewhat different from those documented for *Scylla serrata*, *Penaeus penicillatus* and *Eriocheir sinensis*.

Key words: *Exopalaemon modestus*; Follicular cells; Ultrastructure

滤泡细胞对于滤泡型动物卵子的发育有着至关重要的作用，其发育过程、功能和作用方式有一定的物种差异。在卵子发育过程中，中国对虾（*Penaeus chinensis*）（Li & Zhang, 1994）、长毛对虾（*Penaeus penicillatus*）（Hong et al, 1988）、日本对虾（*Penaeus japonicus*）（Yano, 1988）的滤泡细胞具有向卵母细胞运输卵黄前身物质的功能。罗氏沼虾（*Macrobrachium rosenbergii*）（Wang et al, 1997）的滤泡细胞有合成卵黄物质的功能。本文着重讨论秀丽白虾（*Exopalaemon modestus*）卵子发育过程中，滤泡细胞发育、退化过程的形态变化及与卵母细胞、血液循环系统的关系，为甲壳动物卵巢滤泡细胞的发育及功能积累资料，并为秀丽白虾的人工繁育提供一定的理论指导。

1 材料与方法

2000年4月~2001年10月，每月从浙江省湖州市东街农贸市场采购活体秀丽白虾，放于冰水中

收稿日期：2003-03-19；接受日期：2003-05-29

带回实验室，供解剖使用。打开头胸甲后，迅速取出卵巢和输卵管，切成 1 mm^3 的小块，以 0.1 mol/L、pH 7.4 磷酸缓冲液配制的体积分数为 2.5%戊二醛和 1%锇酸双固定，国产环氧树脂 812 包埋，瑞典 LKB2088 超薄切片机切片，醋酸铀和柠檬酸铅双重染色，JEM-1000CXⅡ透射电镜观察拍照。

2 结 果

根据卵母细胞卵黄物质的来源及积累情况，把秀丽白虾卵子发生分为卵黄发生早期（卵母细胞卵黄的积累以内源性为主）、卵黄大量发生期（卵母细胞卵黄的积累以外源性为主）以及成熟卵子 3 个阶段。在这 3 个阶段滤泡细胞的发育状况及与卵母细胞的联系如下。

2.1 卵黄发生早期

滤泡细胞开始发育，由分散逐渐包围卵母细胞，最后形成一圈完整的单层滤泡细胞层（图 1）。滤泡细胞核大，染色质浓缩沿核膜内侧分布或分散于核质中，核膜完整。细胞质中可见少量线粒体和内质网囊泡。滤泡细胞相互之间的间隙大，并与卵母细胞形成约 0.6 μm 宽的卵周隙，围绕卵母细胞一周。卵周隙的基质几乎呈透明状，中间有少量囊泡存在。卵母细胞质膜平滑，偶尔可见正在形成的少许微胞饮小泡或突起。

在滤泡细胞发育的同时，卵母细胞结构也开始发生变化。卵母细胞细胞核位于细胞中央，但核仁已移到核膜内侧，核膜出现大量核孔复合体，核质及核仁物质通过核孔进入卵母细胞细胞质中（图 14）。细胞质内细胞器活动旺盛（图 15 ~ 17）：可见处于分裂状态的线粒体；囊泡也通过类似出芽方式增加小泡的数量；高尔基体结构典型（图 18）。同时，部分囊泡内出现电子密度极高的蛋白质沉淀物（图 15）；部分线粒体嵴消失后，线粒体通过内吞作用沉积卵黄物质。

2.2 卵黄大量发生期

滤泡细胞由一层发育为多层（图 2），并且在多层滤泡细胞间有血窦组织延伸（图 3），和血窦相邻的滤泡细胞（外层滤泡细胞）近立方形，近血窦面的质膜向血窦伸出大量微绒毛（图 4）。与卵母细胞相邻的滤泡细胞（内层滤泡细胞）多呈扁平形，其质膜与卵母细胞质膜形成链锁状结构。卵母细胞的微胞饮小泡发达（图 8）。滤泡细胞质内线粒体丰富，多呈长杆状，嵴发达（图 7，9）；高尔基体结构典型（图 9）；并出现大量粗面内质网、核糖体（图 10）。外层滤泡细胞质内含大量糖原颗粒（图 5），内层滤泡细胞质内含大量圆球状原始卵黄颗粒（图 8）。滤泡细胞间部分质膜相互融合消失，细胞质可直接相通（图 6 ~ 7）。后期，卵母细胞与滤泡细胞间形成电子密度极高的卵黄膜，卵黄膜内含大量电子密度低的小泡，卵质膜向内形成许多细小的指状突起，大量卵黄前身物质源源不断地进入卵母细胞（图 11）。卵母细胞内卵黄颗粒相互愈合，形成大颗的脂滴（图 19）和蛋白卵黄颗粒（图 11）。

2.3 卵子成熟期

滤泡细胞开始解体，从内层向外层依次进行。内层滤泡细胞质中小的电子透明区相互愈合，出现大片无物质的电子透明区，细胞核已少见（图 12）；外层滤泡细胞质内出现小的电子透明区，尚可见细胞核。线粒体、高尔基体、内质网等胞器均消失（图 13）。滤泡细胞层间的血窦萎缩（图 12 ~ 13）。

此期，卵母细胞皮层已形成，卵黄膜完整，胞饮小泡、指状突起均少见（图 12）。

3 讨 论

3.1 滤泡细胞具有运输和合成原始卵黄物质的功能

近血窦面的外层滤泡细胞质膜向血窦伸出大量微绒毛，以便从血窦吸收营养物质。内外两层滤泡细胞间的部分质膜相互融合消失，细胞质直接相通。卵母细胞向内层滤泡细胞侧伸出大量质膜突起和胞饮小泡。以上结构和变化保证了从血液经滤泡细胞到卵母细胞的物质运输，与中国对虾（Li & Zhang，1994）、长毛对虾（Hong et al，1988）、日本对虾（Yano，1988）相似。

此外，滤泡细胞质内高尔基体、线粒体、粗面内质网结构典型，细胞代谢活跃；外层滤泡细胞内含大量糖原颗粒，内层含大量原始卵黄颗粒。证明秀丽白虾滤泡细胞具有合成原始卵黄物质的结构基础和功能，与罗氏沼虾（Wang et al，1997）滤泡细胞功能相同。

3.2 滤泡细胞的作用方式有一定的种间差异

在卵黄发生初期，锯缘青蟹（*Scylla serrata*）卵母细胞通过胞饮方式从卵泡细胞吸收卵黄物质；在卵黄发生后期，卵母细胞与滤泡细胞界面融合形成合胞体，待血液中的营养物质进入卵母细胞后，卵

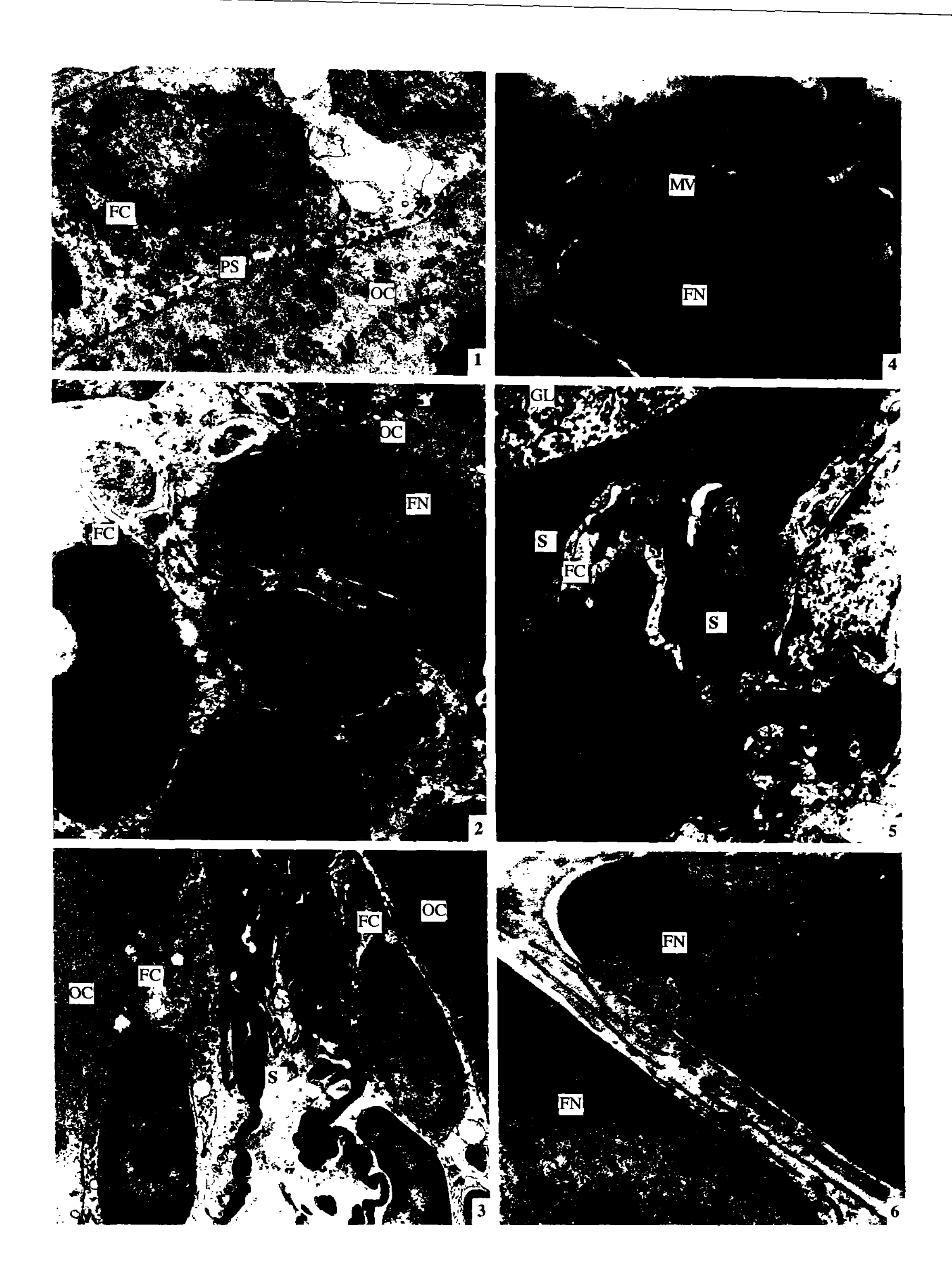


图 1～6 秀丽白虾卵巢滤泡细胞的发育过程

Figs. 1－6 Developmental process of follicular cells in the ovary of *Exopalaemon modestus*

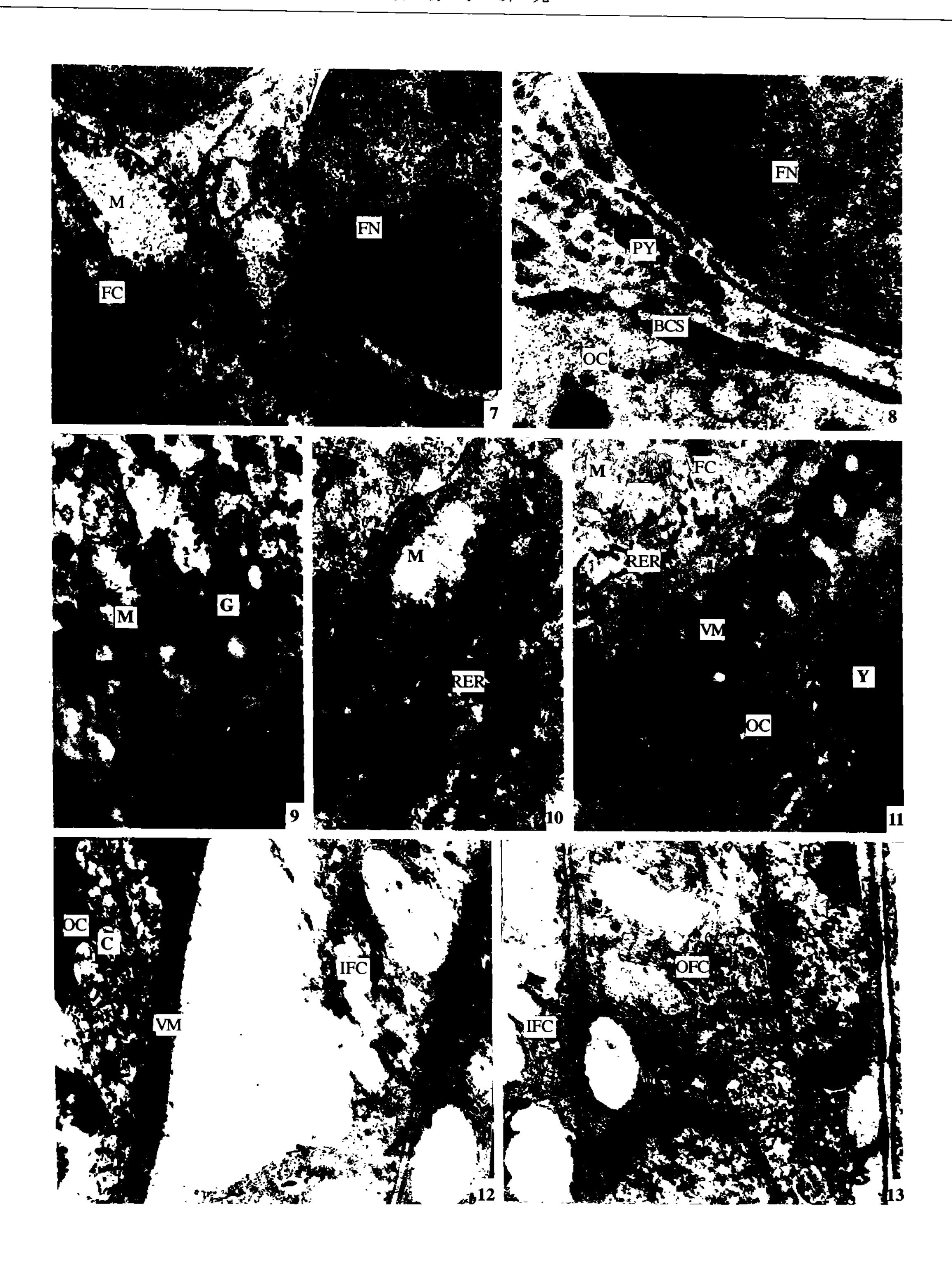


图 7～13 秀丽白虾卵巢滤泡细胞的超微结构及晚期退化过程

Figs.7－13 Ultrastructure and process of deterioration of follicular cells in the ovary of *Exopalaemon modestus*

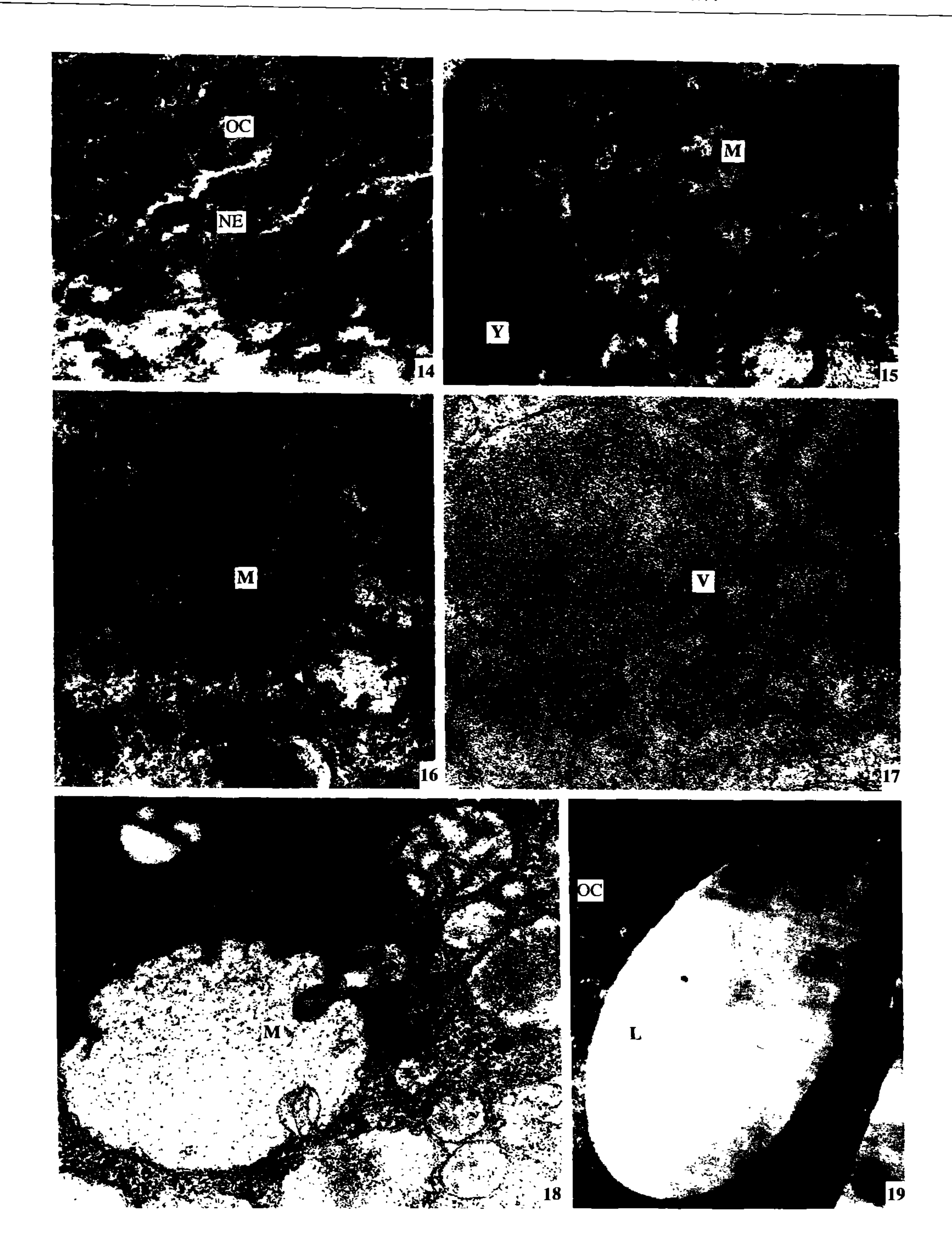


图 14～19　秀丽白虾卵黄发生期卵母细胞的超微结构

Figs. 14－19　Ultrastructure of oocytes of *Exopalaemon modestus* at intro-yolk formation

BCS：链锁状结构（Ball and chain structure）；C：皮层（Cortex）；FC：滤泡细胞（Follicular cell）；FN：滤泡细胞核（Follicular cell nucleus）；G：高尔基体（Golgi body）；GL：糖原颗粒（Glycogen glanules）；IFC：内层滤泡细胞（Inner layer of follicular cell）；L：脂滴（Lipid）；M：线粒体（Mitochondria）；MPV：微胞饮泡（Micropinocytotic vesicles）；MV：微绒毛（Microvillus）；OC：卵母细胞（Oocyte）；OFC：外层滤泡细胞（Outer layer of follicular cell）；NE：卵母细胞核核膜（nuclear membrane of oocyte）；PM：质膜（Plasmic membrane）；PS：卵周隙（Perivitelline space）；PY：原始卵黄颗粒（Pro-yolk granules）；RER：粗面内质网（Rough endoplasmic reticulum）；S：血窦（Sinus）；V：囊泡（Vesicle）；VM：卵黄膜（Vitelline membrane）；Y：卵黄颗粒（Yolk granules）。

1．卵母细胞外的单层滤泡细胞及卵周隙（A singular layer of follicular cells surrounded oocyte and perivitelline space）×5 000

2. 多层滤泡细胞（Multiple layers of follicular cells surrounded oocytes） ×4 000
3. 血窦延伸进入滤泡细胞间（Sinuses extending to the space between the layers of follicle cells） ×2 500
4. 外层滤泡细胞向血窦伸出微绒毛（Microvilli extended into a sinus by outer layer follicular cells） ×4 000
5. 发达的血窦及滤泡细胞内的糖原颗粒（Developed sinuses and glycogen glanules in follicular cells） ×6 000
6. 相邻的滤泡细胞部分质膜融合（Partial plasmic membrane fusion of adjacent follicular cells） ×10 000
7. 相邻的滤泡细胞部分质膜融合及线粒体（Partial plasmic membrane fusion of adjacent follicular cells and mitochondria） ×10 000
8. 卵母细胞膜形成的微胞饮泡（Micropinocytotic vesicles formed by the oocyte membrane） ×12 000
9. 滤泡细胞内的线粒体和高尔基体（Mitochondria and Golgi bodies in follicular cells） ×25 000
10. 滤泡细胞内的线粒体及粗面内质网（Mitochondria, and rough endoplasmic reticulum in follicular cells） ×17 000
11. 卵母细胞卵黄膜形成后，滤泡细胞内的粗面内质网及线粒体（Rough endoplasmic reticulum and mitochondria in follicular cells after the formation of vitelline membrane） ×10 000
12. 卵母细胞皮层形成后，内层滤泡细胞内出现大片空白区，趋于退化（Big vacant areas in the inner layer of follicular cells after the formation of the oocyte cortex） ×5 000
13. 卵母细胞皮层形成后，外层滤泡细胞内出现小片空白区（Small vacant areas in the outer layer of follicular cells after the formation of the oocyte cortex） ×4 000
14. 具较多核膜孔的卵母细胞核膜（Abundant nucleopores on the oocyte membrane） ×15 000
15. 处于分裂状态的线粒体（Dividing mitochondria） ×17 000
16. 线粒体分裂后形成的线粒体群（Mitochondria groups formed after mitochondria dividing） ×17 000
17. 正在分裂的囊泡（Dividing vesicles） ×35 000
18. 线粒体通过内吞作用沉积卵黄物质（Yolk gathered in mitochondria by endocytosis） ×25 000
19. 卵黄形成后期卵母细胞质内的脂滴（A lipid granule in a oocyte after yolk formation） ×20 000

母细胞再合成卵黄(Cheng et al,2002)。而长毛对虾(Hong et al,1988)和中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)(Du et al,1999)在卵黄发生早期,卵母细胞以胞饮方式直接从血淋巴中摄取卵黄原;在卵黄发生后期,滤泡细胞才以单层包围于卵母细胞外周,起渡桥作用。秀丽白虾卵母细胞间的血窦随着滤泡细胞的发育而发育,血液中的营养物质必须经过滤泡细胞加工后才运输给卵母细胞,不能直接传给卵母细胞,此种专一的营养供给方式尚未见报道。

3.3 滤泡细胞发育、退化与卵母细胞卵黄积累的同步性

卵黄发生早期，卵母细胞卵黄积累以内源性为主。此时滤泡细胞处于发育阶段，滤泡细胞与卵母细胞间有一卵周隙，能阻碍外源性卵黄的输入。卵黄大量形成期，滤泡细胞发达，并在细胞间延伸进血窦；滤泡细胞与卵母细胞间的卵周隙消失，取而代之的是紧密结合的链锁状结构，此时卵黄的积累以外源性为主。当卵母细胞成熟后，滤泡细胞退化，并中止为卵母细胞提供营养的作用。

此外，卵母细胞一旦成熟，紧邻的滤泡细胞先退化，以阻止多余物质进入，可能是对卵母细胞的一种保护方式。同时值得一提的是，秀丽白虾卵母细胞卵黄膜形成后，滤泡细胞仍不断向卵母细胞输送物质；当卵母细胞的皮层一形成，滤泡细胞立即发生退化。证明皮层的形成才是秀丽白虾卵母细胞成熟的标志。与中华绒螯蟹（Du et al, 1999）、锯缘青蟹（Cheng et al, 2002）卵母细胞成熟的标志（卵黄体 Y 和脂肪滴交互分布）不同。

参考文献：

Cheng YX, Li SJ, Wang GZ, Chen XL, Lin QW. 2002. Structural modulation of the area between oocytes and follicular cells during vitellogenesis of the mudcrab (*Scylla serrata*) [J]. *Acta Zool. Sin.*, **48** (1): 80-92. [成永旭，李少菁，王桂忠，陈学雷，林琼武. 2002. 锯缘青蟹卵黄发生期卵母细胞和卵泡细胞之间的结构变化. 动物学报，**48** (1): 80-92.]

Du NS, Lai W, Chen PC, Cheng YX, Nan CR. 1999. Studies on vitellogenesis of *Eriocheir sinensis* [J]. *Acta Zool. Sin.*, **45** (1): 88-92. [堵南山，赖 伟，陈鹏程，成永旭，南春容. 1999. 中华绒螯蟹卵黄形成的研究. 动物学报，**45** (1): 88-92.]

Hong SG, Lin JH, Chen XF, Ni ZM, Zhu Y. 1988. Studies on oogenesis in prawn *Penaeus penicillatus*: Ⅰ. Stages of oogenesis in *Penaeus penicillatus* [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, **19** (4): 301-306. [洪水根，林加涵，陈细法，倪子绵，朱燕. 1988. 长毛对虾卵子发生的研究：Ⅰ. 卵子发生过程. 海洋与湖沼，**19** (4): 301-306.]

Li HM, Zhang NY. 1994. A preliminary study on development of oocyte of *Penaeus chinensis* [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, **25** (3): 243-247. [李怀梅，张乃禹. 1994. 中国对虾卵母细胞发育的初步研究. 海洋与湖沼，**25** (3): 243-247.]

Wang YF, Du NS, Lai W. 1997. Study on the cytochemistry of the oogensis in *Macrobrachium rosenbergii* [J]. *Journal of East Normal University* (*Natural Science*), (4): 91-94. [王玉凤，堵南山，赖 伟. 1997. 罗氏沼虾（*Macrobrachium rosenbergii*）卵子发生的细胞化学研究. 华东师范大学学报（自然科学版），(4): 91-94.]

Yano I. 1988. Oocyte development in the kurma prawn *Penaeus japonicus* [J]. *Mar. Biol.*, **99**: 547-553.